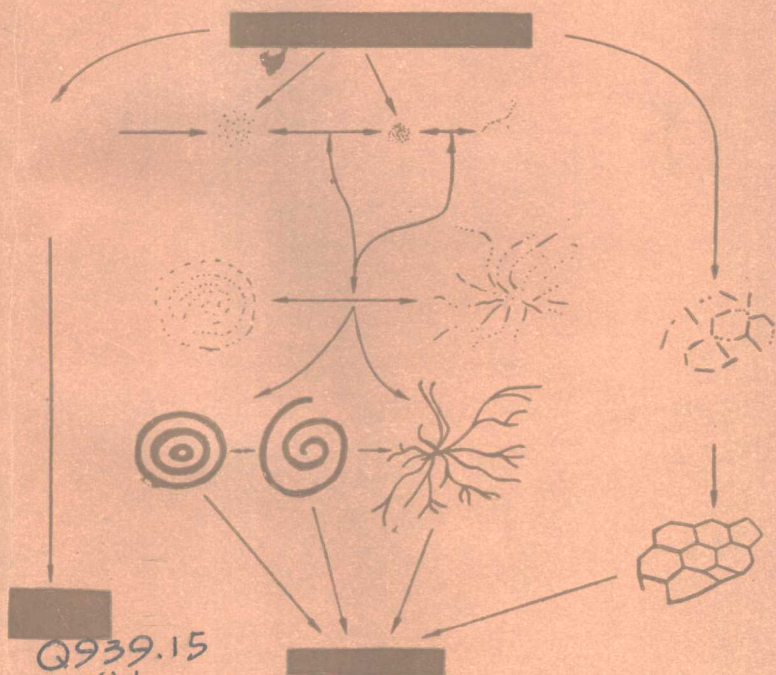


粘菌生物学

〔英〕 J. M. 阿什沃思 著
J. 迪伊



Q939.15
XXH

科学出版社

99607

粘 菌 生 物 学

[英] J. M. 阿什沃思 著
J. 迪 伊

徐孝华 译
俞大綏 校

科 学 出 版 社

1 9 8 5

内 容 简 介

本书是英国《生物学研究丛书》第56本。主要阐述粘菌的基本生物学特性，包括非细胞粘菌和细胞粘菌在生活循环中各个阶段的特点。同时本书还介绍了研究粘菌生物学特性对现代生物学发展的意义。本书可供从事微生物学研究工作者以及有关专业的师生阅读参考。

J. M. Ashworth

Jennifer Dee

THE BIOLOGY OF SLIME MOULDS

Edward Arnold, 1975

粘 菌 生 物 学

(英) J.M.阿什沃思
J.迪伊 著

徐孝华 译

俞大猷 校

责任编辑 王传济

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1985年7月第一版 开本：787×1092 1/32

1985年7月第一次印刷 印张：2 1/2

印数：0001—4,300 字数：54,000

统一书号：13031·2955

本社书号：4111·13-9

定价：0.62 元

总 序

在编写单一教科书时，由于缺乏足够的最新材料致使其包括生物学整个领域是不再可能的。为此，生物研究所主持编辑了这套小丛书，以便教师和学生能够学习本学科有关重要进展。本丛书受到的热情欢迎，表明了这套书在生物学课题的很多论点上是具有权威性的。

本丛书的特点是注意了研究方法，并精选了书目，以便读者深入探讨和尽可能为实际工作提出建议。

本研究所主管教育负责人欢迎读者的批评意见。

生物研究所 伦敦

1975

目 录

1	引言	(1)
2	非细胞粘菌原质团的研究	(6)
	2.1 原质团(6) 2.2 原生质流(7) 2.3 原质团的迁移(7) 2.4 原质团的融合(10) 2.5 原质团的组成(11) 2.6 同步有丝分裂(12) 2.7 细胞周期(12) 2.8 绒泡菌属(<i>Physarum</i>)细胞周期的研究(14) 2.9 有丝分裂的控制(16)	
3	非细胞粘菌原质团的变异与分化	(18)
	3.1 粘菌中原质团的形态学(18) 3.2 孢子形成(18) 3.3 菌核形成(24)	
4	非细胞粘菌变形虫和原质团的形成	(25)
	4.1 原质团的形成(26) 4.2 异宗配合的菌系(28) 4.3 同宗配合的种(31) 4.4 没有倍性变化下原质团的形成(31) 4.5 变形虫—原质团—转换(33) 4.6 多头绒泡菌遗传分析的前景(35)	
5	细胞粘菌的普通生物学	(37)
	5.1 盘基网柄菌(<i>Dictyostelium discoideum</i>)的生活循环(37) 5.2 细胞粘菌的分类学和生态学(41) 5.3 盘基网柄菌的遗传研究(46) 5.4 孢子和包裹的萌发及变形虫的生长(49)	
6	细胞粘菌的细胞分化——细胞的外形	(52)
	6.1 聚集和群合粘菌素(52) 6.2 图形的形成(57) 6.3 形态建成(61)	
7	细胞粘菌的细胞分化——分子的状况	(64)

附录	(68)
A.1 多头绒泡菌的培养方法 (68)	
A.2 处理细 胞粘菌的方法 (71)	
A.3 粘菌的来源 (73)	
参考文献	(74)

1 引 言

我们的学生经常向我们提出这样一个问题，“为什么要研究粘菌？”并且无疑地想“为什么要读这本如此不出名的生物学的书？”对这些问题实际有两种回答。首先，所有生命的类型都是有趣的，自从我们发现粘菌不仅是有趣的，而且是美丽的，我们就研究它们。然而，这样回答只有真正钻研的生物学家才认为是合适的，并且在这本书中我们将继续说明研究粘菌的生物学家的数目正在增加，因为粘菌表现出（显然不太复杂的方法）许多与细胞分化过程有关的现象，而这正是那些“高等动植物”的特征。

生物显然可分成两大基本类型。原核生物（细菌和蓝绿藻）的细胞结构相当简单，它们的DNA不构成染色体，没有核膜，因而也没有明确界限的细胞核。相反，真核生物（除细菌、病毒和蓝绿藻外所有生物）的细胞，有较复杂的结构，具有许多分立的亚细胞器，包括有明确界限的细胞核，其中DNA组成染色体。低等的或所谓“原始的”真核生物仅由单细胞构成，因此只有一种细胞类型；而高等的真核生物体是由许多不同细胞联合构成的，有许多不同的细胞类型。尽管复杂，所有高等真核生物在它们生活史的某阶段是由单细胞组成的，因此在形成成年个体的某一个时候，此单细胞子代的生物化学和结构特性必须分化，导致一种细胞类型分化成另一种细胞类型。

粘菌、或粘菌虫类（Mycetozoa）是真核生物，它以最简单的方式表现出基本生活循环。它们在其生活循环中全都

有一个单核的变形虫状的阶段，由此可发展成多核的或多细胞阶段，依次又长成包含休眠孢子的子实体（即变形虫分化）。子实体很像低等真菌所产生的那些子实体，并且结合了原生动物和真菌的特性。这一点自从1859年德巴里（de Barry）第一次提出将这个生物命名为粘菌虫类（Mycet = 真菌，Zoa = 动物）时，就引起了很多分类上的混乱。现在，许多分类学把粘菌包括在低等真菌中，但粘菌与其他生物真正的进化关系还未能确定。然而，正是它们生活循环中有真正微生物的变形虫阶段和明显分化过程的结合，才吸引了生物学家们对它们的注意。

非细胞粘菌（Myxomycetes）的生活循环包括一个单细胞的变形虫状阶段、一个多核的“原质团”阶段和一个形成孢子阶段（图1-1，2-1）。变形虫形成原质团的过程不同种是不同的，并且许多情况是不清楚的。然而，在所有情况下原质团是一个合胞体，即几百万个核共有一个共同的细胞质，它的直径可达数厘米，甚至一米那样大，但无持久的静止状态。导致原质团形成子实体的刺激因素也因不同种而异，但缺食和改变光强度常常是主要的。子实体是干的、脆的和不动的结构，其中含有数千个单核的孢子，每一孢子由厚的细胞壁包被，使它抗干旱。孢子可容易地随风雨而散布。当受潮湿时每个孢子萌发产生单核的变形虫，它以细菌为食，生长、繁殖并完成生活循环。

细胞粘菌集孢粘菌目（Acrasiales）在其生活循环中有一个微观的变形虫阶段，它和非细胞粘菌纲相像，但这个变形虫决不融合成多核原质团。当变形虫用尽了（或被剥夺得）细菌食物时，它们可围绕一个中心点（图5-1）集中形成一个多核的集团。由于与非细胞粘菌相似被称之为“假原质团”，但是，用“变形虫群体”（grex）这个名词较

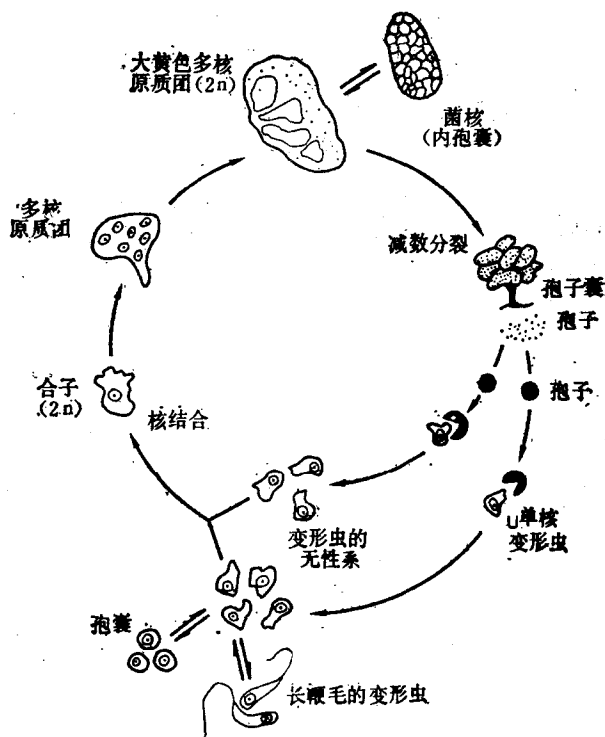


图 1-1 非细胞粘菌多头绒泡菌 (*Physarum polycephalum*) 的生活循环。这是一个异宗结合类型，原质团通过不同“交配型” (mt_1, mt_2) 的变形虫交配而形成 (n = 单倍, $2n$ = 二倍)。

好，因为细胞粘菌的集团并不像原质团。变形虫群合体是可活动的，具有一定的形状，并且经过一定时期后（本书 5）停止运动，变圆并发育成子实体。构成变形虫群合体的细胞变成子实体的茎，或变成孢子（图 5-1）。孢子如非细胞粘菌一样由厚壁包围，这使它们抗干旱并可随风雨散布。每一个孢子在有细菌的条件下萌发生成另一个变形虫以完成其生活循环。

如此，粘菌这两个主要类群表面上有相似的生活循环，但其不同的是：一个非细胞粘菌可形成多核的原质团阶段；另一个粘菌类群集孢粘菌的特点是，所有阶段中单个细胞保持其各自的特性。

非细胞粘菌和集孢粘菌目最初都引起生物学家的注意，因为它们自然界都如此普遍地存在。它们的栖息场所为土壤和腐烂的植被，如树叶和木头。子实体生于基物的表面，有时可以看到并可在这种基物上采集到它们。取土壤、腐植质或树皮的样品，拿到实验室内放到培养基上，常常可现出粘菌的变形虫或原质团。

试验中特别是以两个种，即非细胞粘菌的多头绒泡菌 (*Physarum polycephalum*) 和细胞粘菌的盘基网柄菌 (*Dictyostelium discoideum*) 作为试验材料。正如我们将要谈到的，它们被用于不同的试验目的，并且可以用于生物化学、遗传学和细胞学技术而进行的实验。我们希望在某种程度上，证明这些不同方法是如何应用的，以及它们怎样能有利地结合起来研究一个简单有机体的特殊过程。

我们一些研究者分别用多头绒泡菌和盘基网柄菌深入地进行试验工作中，把粘菌作为一类群来探讨必然是有偏见的。然而，我们希望这些判断是稳定的。虽然，我们的主要兴趣在于用粘菌研究一般生物学上重要的过程，没有忘记它们也是有机体。它们不仅存活于我们实验室以外的自然条件下，而且在一个很长时期内存活得非常成功，所以它们所具有的特征大概是对其在自然条件下是有价值的。当解释对一个特殊有机体的观察并企图由此得出一般性结论时，记住这一点常是重要的。相反地，必须注意，在实验室长期培养的特征可因选择而建立，这种选择与其栖息场所的自然选择压力下所发生的选择是十分不同的。

在以粘菌作为“工具”研究生物学的积极性正在增长的时候（包括我们在内），我们希望这本书将不仅解释这种积极性的原因，而且把它们的生物学看成一个整体也有助于维持探索这些有趣生物的平衡，我们还将建议用你们自己对粘菌研究的某些领域来填补我们在这方面知识的缺陷。

2 非细胞粘菌原质团的研究

2.1 原质团

让我们把已分离培养的非细胞粘菌多头绒泡菌的原质团，放在培养皿中琼脂——完全培养基上生长(图2-1a)。它是鲜黄色和湿润的，当碰它时很容易被压扁成黄色无定形块斑，还有一种特有的气味，许多人认为这种气味是十分好闻的。如果在低倍显微镜下用透射光观察，可看到它是由湿润分枝的管络网所组成的。将焦点对准管络内含物，可发现一种迅速的川流不息的流动，其中成千上万的颗粒显然混乱地相碰撞着；但是，如果我们观察足够长的时间，开始看到有些整齐性，大约半分钟后，流动缓慢下来，几乎停止，然后倒转方向，以迅速地聚集速度又向原方向流回去。这种倒转流动情形按一定时间间隔重复进行。然而，如果检查其邻近的管络，可以看到倒转现象并非同时在所有管络中发生。原质团本身是不稳定的，如果注视其边缘，通常可发现它在琼脂培养基上逐渐向前移。移向前的边缘是由连续一片原生质组成的，由细小菌脉饰以花边，其中是缓慢流动的液体和颗粒。在前缘后面，由较大的明显的菌脉和其间的开阔空间组成网。当原质团在平皿上生长和运动时，它的一般形态是稳定的，但是菌脉的形态在任何部分都是经常在变的。可看到菌脉彼此连接并随其流量增加而增大，当其内含物流向别处时而收缩和消失。

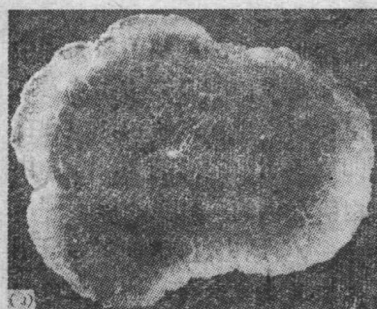
2.2 原生质流

原生质流是许多细胞的特点，但在非细胞粘菌原质团中所看到的这种流动不是独特的群体规模，所以原质团被看成是研究流动机制的适宜材料。以前常提出许多假说，但现在有许多证明支持这样的观点，即原质团中流动的动力是由类似于脊椎动物肌肉的收缩蛋白所提供的。从多头绒泡菌原质团中提取出肌动蛋白和肌球蛋白，当纯化时，这些蛋白分别地与肌肉肌球蛋白和肌肉肌动蛋白形成复合物。这种复合物具有相似于肌肉肌动球蛋白的收缩特性。直接从原质团提取出的或由纯化的绒泡菌肌动蛋白和肌球蛋白混合形成的肌动球蛋白也是收缩性的。在这些体系中加入ATP助长收缩作用，ATP也是流动的能量，因为对原质团局部加ATP能刺激流动速度。是否ATP在原质团中仅在好氧条件下产生，或是某些厌氧条件下也能发生尚未确定。大多数观察认为在缺氧条件下原质团只能继续流动很短的时间。

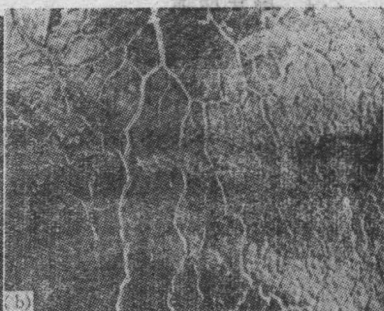
用电镜研究原质团的结构，常可发现在清澈的细胞质内或靠近处有小纤维，它们形成脉管壁，并且有些有启发性的迹象认为这些小纤维也许由肌动蛋白和肌球蛋白组成，但这一点尚未最后证明。这自然是一个吸引人的想法，在这些小纤维内收缩波沿着菌脉挤压原生质，但许多观察者未能察觉壁的任何这种运动。因此，我们还不能下结论说在原质团中原生质流的机制已弄明白了。这里仍有个很有趣的问题，流动如何调整，以使任何大小的原质团在生长期间和移动时均保持大致稳定的形态，并且通常不分裂成小块。

2.3 原质团的迁移

如果我们从生长在琼脂培养基上的原质团切下一小块



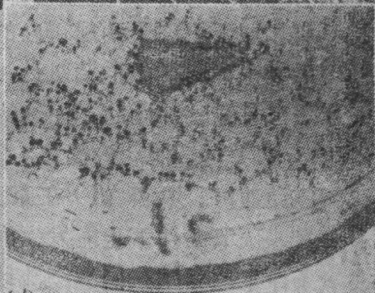
(a)



(b)



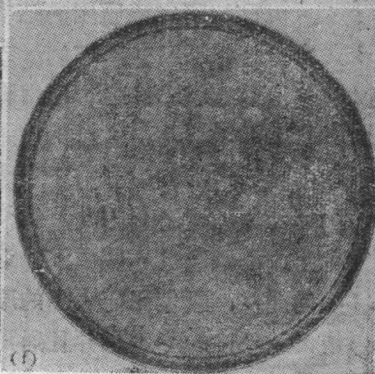
(c)



(d)



(e)



(f)

(比如说一平方厘米)，并且连同它下面的琼脂一起放到新鲜培养基上，几小时后会发现原质团长到了琼脂块以外的新鲜培养基上，并且均匀地扩散开来。然而，如果将它转移到没有营养的培养基上，如水琼脂，将发现在12—24小时后原质团不是均匀地围绕小琼脂块散布，而像一个独立的有机体在琼脂表面上活动。此刻原质团的运动是在没有生长的情况下原生质流动的结果，它的运动是一致的，因而它作为一个整体在培养皿内迁移，这种迁移可继续几天，直到最终死亡，或寻找到可赖以生长的食物来源，或形成一个有抗性的菌核（图1-1）。当它四处运动时，留下一条“粘径”，这是由原质团分泌的多聚半乳糖粘液组成的，可能是防干燥的保护措施，并且这可使我们追踪它运动的途径（图4-1d）。

虽然，研究各种外界因素影响原质团迁移方向显然是有趣的，但只有少数这种试验报告。卡莱尔（M. J. Carlile）设计一组试验，调查对碳水化合物溶液的趋化性。将一块多头绒泡菌的原质团放在一个琼脂平皿中心，距此几个厘米等距处有两个穴，其一放供试溶液，另一个放水。这个试验中用每一溶液重复测验了几次，如果原质团在几次试验中直

图2-1 多头绒泡菌

(a) 在琼脂培养基上生长的原质团($\times 0.7$) [引自迪伊, (Dee, J.) 和波尔特 (Poulter, R.T.M.) (1970), *Genet. Res. Camb.*, 15, 35—41]。 (b) 两个原质团结合($\times 4$) [引自卡莱尔 (Carlile, M. J.) 和迪伊 (1967), *Nature, Lond.*, 215, 832—4]。 (c) 孢子囊($\times 20$)。多头绒泡菌常在每个茎上形成多头因而命名，但有时它形成单头孢子囊，如 (d) 所示。 (d) 在琼脂培养基上原质团生长后在平皿上的孢子囊($\times 0.8$)。残留的原质团菌脉仍可见，但它们不包含活原生质。 (e) 用大肠杆菌(*E. Coli*)饲养的变形虫($\times 1000$)，收缩泡表现为白色圆环，在三个变形虫中清楚地可见单核（浅色部分，中心深色为核仁）。 (f) 在细菌菌苔上的变形虫“溶斑”($\times 0.5$) (引自迪伊, 1962, *Genet. Res. Camb.*, 8, 11—23)。

接向着含碳水化合物穴运动，那么结论认为它是正趋化性。已证明对某些糖有正趋化性，如葡萄糖、麦芽糖和半乳糖，但对另一些则为负趋化性，如果糖和蔗糖。还发现前几个糖促进原质团生长，而后几个不能。可以做很多这种类型试验，不仅用营养物质和其他药物，还可以用光线、湿度和温度等因子。有意思的是研究原质团对其他有机体如细菌、酵母和真菌的反应，已经观察到许多有机体可作为它们的饲料，它们可自由地吞噬惰性颗粒如碳。

2.4 原质团的融合

当两块同样的原质团接触时，它们将正常地融合。如果从原质团上切下两块放在培养基上相距几厘米之处就可以看到这种情形。大约24小时后原质团在平皿上散布成两扇，在它们相距几毫米时，应不停地在显微镜下观察，因为原质团的膜接触后很快就发生融合，第一个可辨别的融合现象通常是颗粒缓慢地从一个原质团流入另一个；在这不久，可看到在两个原质团的相邻近的脉管中同时反转流动；然后在膜首先接触的地方看到迅速增加颗粒和液流的流动。首先接触的地方是通向少数大菌脉的管道，这是具体的。我们眼见其生长（图2-1b）；接触后几个小时之内这两个原质团就成为一个了。

两个原质团接触时融合的能力受遗传性控制，常常可看到不同种的原质团或同一种的不同分离的菌株不能融合。曾用过多头绒泡菌和鳶尾钙皮菌(*Didymium iridis*)两个菌种分析这种状态，二者的结果是相似的。每个菌种内都有几个遗传位点控制原质团的融合，而且只有在所有位点上带有同样等位基因的原质团可彼此融合。同一菌种从不同地理区域得到的分离菌株常常带有不同的等位基因，因此不能融合，甚

至在一个分离菌株内似乎有许多不均一性，所以如果在实验室由单菌株繁殖子代原质团，其中很多不能融合。这些研究中所涉及的遗传分析是复杂的并且不属本书所阐述的范围。当两个非一致的原质团融合时，常常迅速发生相互致死反应，这可导致其中之一或两个原质团死亡。虽将这个过程和其他有机体中的不亲和力反应进行了比较，但尚不能明确证明这些是相符合的。然而，鉴于仅有相当少数可供研究不亲合性的系统，因此，尝试调查原质团的这些过程是值得的。

控制原质团融合的基因的生态学意义还不知道。必须强调遗传上不同的原质团之间的融合不是非细胞粘菌有性循环的主要部分。在遗传性上不同的变形虫之间可发生有性融合或“交配”，已知多头绒泡菌和鳃尾钙皮菌的这个过程分别由不同的位点（“交配型”）所控制（本书4）。“原质团的融合位点”不影响这个过程和由于它们减少了在相似原质团间融合的机会，所以它们趋向于减少基因交换。这一点对这个有机体是否重要尚不清楚。

然而，在实验室内遗传上相似的原质团的迅速的融合在许多试验中是有用的。人们能使受到不同处理的或在不同情况下的同一原质团块融合，并观察融合产物的行为。这种类型试验是可以提供另一些方法以研究外界因子对原质团的影响。

2.5 原质团的组成

企图在显微镜下研究，如多头绒泡菌原质团的形态，通常得不到什么知识。原质团可能有一层纤维结构的粘液外层，其内是一层束缚原生质的膜；外层原生质（外质）是清澈的比内层原生质（内质）更粘。内质颗粒状，可在菌脉中